Caldasia 24(2) 2002: 411-423

DINÁMICA DE LA PRODUCCIÓN PRIMARIA FITOPLANCTÓNICA EN UN SISTEMA EUTRÓFICO TROPICAL: LAGUNA DEL PARQUE NORTE, MEDELLÍN, COLOMBIA

Dynamics of the phytoplanktonic primary production in a tropical eutrophic system: Parque Norte Lagoon, Medellín, Colombia

JOHN J. RAMÍREZ-R
HERNÁN ALCARÁZ
Instituto de Biología, Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia. jjram@matematicas.udea.edu.co

RESUMEN

Entre marzo de 1999 y enero de 2000 se llevaron a cabo muestreos quincenales en una sola estación, la cual se situó en el sitio más profundo de la laguna del Parque Norte. Todas las muestras de agua y de fitoplancton fueron recogidas a una sola profundidad correspondiente al límite de la zona fótica. En este ecosistema parte de la biomasa no se respira, lo que implica que hay una producción neta disponible para los demás componentes de la cadena trófica y para ser reciclada dentro del lago; por ello, el lago funciona como una trampa de nutrientes con metabolismo de tipo autotrófico, una reducida contribución alóctona, un nivel de entropía bajo, y limitado más por el fósforo disponible que por la luz. Durante el tiempo de muestreo la comunidad permaneció en el mismo estado sucesional, como es mostrado por la dominancia de *B. braunii*. El valor medio de la Productividad Primaria Bruta fue alto comparado con el de otros lagos colombianos. Las bajas concentraciones de CO_2 libre y los valores altos, alcalinos y poco variables de pH ocasionados por la demanda de la fracción libre del carbono inorgánico disuelto corroboran esta condición. La productividad se asoció significativamente con la conductividad y con la razón clorofila a/fósforo total.

Palabras clave. Dinámica, fitoplancton, producción primaria, eficiencia, razón P/R.

ABSTRACT

Between March 1999 and January 2000 in a single station, located in the deepest point of the Parque Norte, lake water and phytoplankton samples were taken fortnightly. Samples were taken in a single depth corresponding to the limits of the photic zone. In this ecosystem part of the biomass is not breathed. This implies that availability of net production for other components of the trophic chain which can be recycled inside the same one. For that reason, the lake plays a role as a trap of nutrients, its metabolism is of the autotrophic type with a reduced aloctone contribution and it is limited more for the available phosphorus than for the light. During the sampling period the community remained in the same successional state, as is shown by the dominance of *B. braunii*. The mean value of Gross Primary Production was higher than those shown by other Colombian lakes. The low concentrations of free CO_2 and the values high, alkaline and little variables of pH caused by the demand of the free fraction of the dissolved inorganic carbon corroborate this condition. The productivity was significant correlated with the conductivity and with the clorophyll a/total phosphorus ratio.

Key words. Dynamics, phytoplankton, primary production, efficiency, P/R ratio.

INTRODUCCIÓN

La captación de energía por organismos autotróficos se mide bajo la forma de producción primaria. En los lagos ésta es la suma de la que se origina dentro del mismo lago (producción primaria autóctona) más la que llega al sistema luego de haber sido sintetizada fuera de él (producción primaria alóctona). Mientras que en las altas latitudes la radiación solar se presenta como un mecanismo de control de los ciclos anuales de producción fitoplanctónica, cerca del Ecuador este proceso depende principalmente de la disponibilidad de radiación dentro del propio lago (radiación subacuática) y de la concentración de nutrientes. En algunos lagos la variación anual está controlada principalmente por la concentración de nutrientes, y en otros la disponibilidad de radiación subacuática es el principal factor controlador. También existen lagos donde estos dos factores se alternan durante el año (Esteves 1998).

En Colombia, existen pocas investigaciones relacionadas con la producción primaria; entre ellas figuran las de C. Hernández & K. Gocke (datos no publ.), Naundorf 1990, Gaviria 1991, J. Ramírez (datos no publ.), S. Guaman, M. Nuñez & D. Solano (datos no publ.), M. Lagos (datos no publ.), Duque et al. (datos no publ.), J. Arboleda (datos no publ.) y Z. Marín (datos no publ.). Por sus características morfométricas y su condición trófica, se esperan en la laguna del Parque Norte valores altos de producción fitoplanctónica, pero ¿cómo se comporta esta variable al igual que la respiración, la eficiencia fotosintética, la biomasa y las razones P/R y R/B en el ciclo anual? ¿Desde el punto de vista fisiológico, cómo es la dinámica de la comunidad fitoplanctónica de dicho cuerpo de agua en el mismo ciclo? A pesar de las altas concentraciones de nutrientes ¿está la productividad limitada por algún elemento o factor en particular? ¿Existe algún tipo de relación entre la dinámica de las variables físicas, químicas y biológicas y la de la producción?

MATERIALES Y MÉTODOS

Las características de la laguna del Parque Norte se describen en Ramírez (1987, 1994, 2000), y Ramírez & Díaz (1994a, 1994b). Los muestreos fueron llevados a cabo quincenalmente entre marzo de 1999 y enero de 2000 en una sola estación. Las muestras fueron recogidas a una sola profundidad correspondiente al límite de la zona fótica (1%Io).

Las variables climáticas analizadas fueron radiación solar (lux), medida con un luxómetro; precipitación pluvial (mm), cuyos valores fueron suministrados por la Sección de Hidrometría de las Empresas Públicas de Medellín; y temperatura del aire. La transparencia (en metros) se midió con un disco de Secchi ($\phi = 0.30$ m). El perfil térmico se realizó a intervalos de 0.5 m con un termistor digital. La conductividad eléctrica (µS/cm) y el pH se midieron con un conductímetro y un medidor de pH WTW, respectivamente.

El CO_2 total, el CO_2 libre, los bicarbonatos y carbonatos (todos en mmol/l) fueron estimados según lo propuesto en Mackereth et al. (1978). El nitrógeno y el fósforo totales, ambos en µg/l, se evaluaron a través de los métodos de Kjeldhal y del ácido ascórbico respectivamente.

Para el fitoplancton la biomasa fue estimada mediante la concentración de clorofila a extraída con etanol caliente al 96% siguiendo las modificaciones propuestas por Sartory & Grobbelaar (1984). La producción primaria se cuantificó mediante el método del oxígeno (Gaarder & Gran 1927) con incubaciones de una hora. Para la conversión a $mgC.m^{-3}.h^{-1}$ se utilizó el factor 0.312. Dado que en varios casos se presentaron valores negativos de producción primaria neta, sólo se analizan los datos de producción primaria bruta (PPB) y respiración (R), al igual que las relaciones producción:respiración (P/R), respiración: biomasa (R/B) y eficiencia fotosintética (razón P/B).

La razón entre pigmentos verdes y amarillos (A_{430}/A_{665}) es la propuesta por Margalef (1974). El nutriente limitante para la biomasa algal se obtuvo a través de los valores medios de las razones clorofila a/fósforo total (Cl. a/PT) y Nitrógeno total/fósforo total (NT/PT). En el primer caso, valores alrededor de uno significan que la biomasa algal está limitada por fósforo (Reynolds 1992 en Nixdorf & Deneke 1997); en el segundo caso, un valor entre 10 y 17 indica limitación por fósforo, nitrógeno o ambos, mientras que valores mayores que 17 denotan deficiencia por fósforo (Kalff 1983).

Análisis estadístico. Se efectuó un análisis descriptivo y exploratorio de cada variable. Para establecer la significancia de la variación temporal de la producción primaria bruta y la respiración se efectuó un análisis de varianza, previa constatación de los supuestos requeridos. El grado de dependencia entre variables se determinó a través de un modelo de regresión y correlación lineal simple. Algunas variables fueron transformadas usando transformación logarítmica.

RESULTADOS

En la Figura 1 se observa que la pluviosidad osciló entre 88.8 mm (enero de 2000) y 209.2 mm (febrero de 2000). La dispersión de esta variable fue 5.9 veces mayor que la presentada por la temperatura del aire (Tabla 1). El valor máximo de esta última fue de 28.7ºC en mayo de 1999 y el menor (23.8ºC) en octubre del mismo año. La irradiación presentó un valor medio de 31627.0 lux y una variación relativamente alta (66.5%), con el mayor valor en noviembre de 1999 (67172.0 lux) y el menor en agosto del mismo año (4068.6.lux) (Fig. 1). A la hora del muestreo, y debido al elevado ingreso de calor, el cuerpo de agua siempre se presentó térmicamente estratificado en la estación de muestreo. Los valores medios de conductividad, transparencia, alcalinidad, pH, fósforo total y nitrógeno total fueron altos y poco variables (Tabla 1).

La variación anual de biomasa fitoplanctónica fue baja (37.6%) y su valor medio fue alto (139.3 $mgCl.\ a.m^{-3}$); el menor registro se presentó en agosto 2 de 1999 (58.3 $mgCl.\ a.m^{-3}$) y el mayor en julio 19 de 1999 (204.0 $mgCl.\ a.m^{-3}$) (Figs. 2A, 2B). Con un valor medio de 2.3, un rango de variación entre 1.6 (junio 21 de 1999) y 3.5 (agosto 2 de 1999) y un CV de 1.9%, la razón pigmentos amarillos:pigmentos verdes mostró cambios poco pronunciados (Fig. 3A) y dos veces menores que los de biomasa fitoplanctónica.

Los cambios de producción primaria bruta entre meses de muestreo (Figs. 2A, 3B) no fueron significativos ($F = 1.57$, $p = 0.1398$, $n = 47$). Los valores encontrados oscilaron entre 62.4 $mgC.m^{-3}.h^{-1}$ en marzo 15 y 791.7 $mgC.m^{-3}.h^{-1}$ en noviembre 16, para un valor medio de 359.8 $mgC.m^{-3}.h^{-1}$. El valor del coeficiente de variación corrobora el resultado del Anova efectuado (CV = 45.1%), mostrando que la dispersión de los datos obtenidos alrededor del valor medio no fue tan alta.

La biomasa fitoplanctónica se situó por encima de la producción primaria bruta en 15 de las 24 colectas realizadas (Fig. 2A); por ello, la eficiencia fotosintética de la comunidad

Tabla 1. Laguna del Parque Norte, Medellín, Colombia. Valores de posición y dispersión para las variables relacionadas con la producción primaria

Variable	**m**	**Unidad**	**CV (%)**	**n**
Temperatura del aire	26.4	ºC	5.1	12
Pluviosidad	130.2	mm	30.3	12
Irradiación	3705.4	lux	66	24
Temperatura del agua	23.72	ºC	7.1	24
Transparencia	0.89	m	7.3	
Conductividad eléctrica	1895.8	$\mu S.cm^{-1}$	16.3	24
Alcalinidad total	132.69	$mEq.l^{-1}$	32.1	24
pH	9.73	------	2.1	24
CO_2 libre	8×10^{-4}	$mmol.l^{-1}$	109.7	24
HCO_3	1.58	$mmol.l^{-1}$	46.5	24
CO_3	0.54	$mmol.l^{-1}$	35.3	24
CO_2 total	2.2	$mmol.l^{-1}$	37.5	24
N-total	4.53	$\mu g.l^{-1}$	159.2	19
P-total	0.14	$\mu g.l^{-1}$	181.9	19

m = media aritmética muestral
CV = coeficiente de variación relativa de Pearson

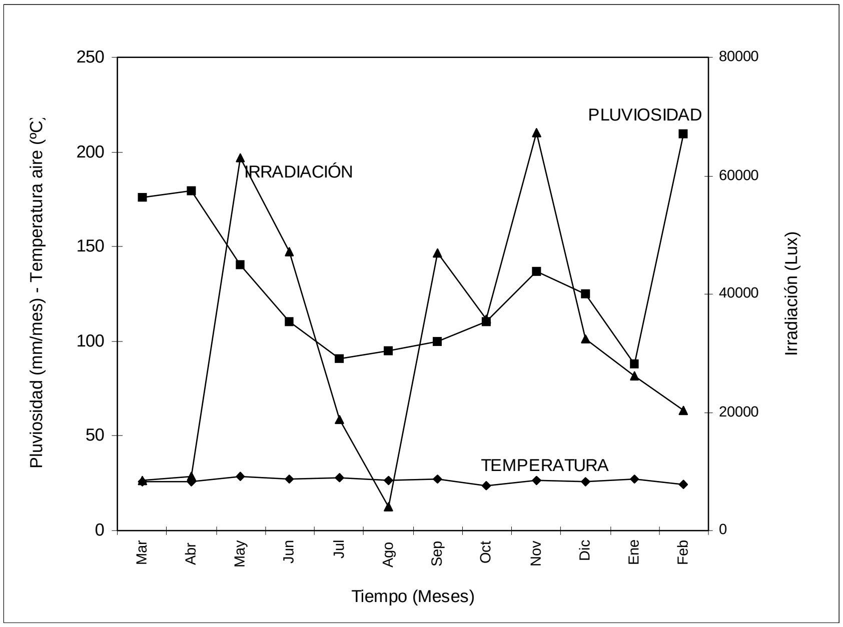

Figura 1. Laguna del Parque Norte, Medellín, Colombia. Variación mensual de la temperatura del aire, la pluviosidad y la irradiación.

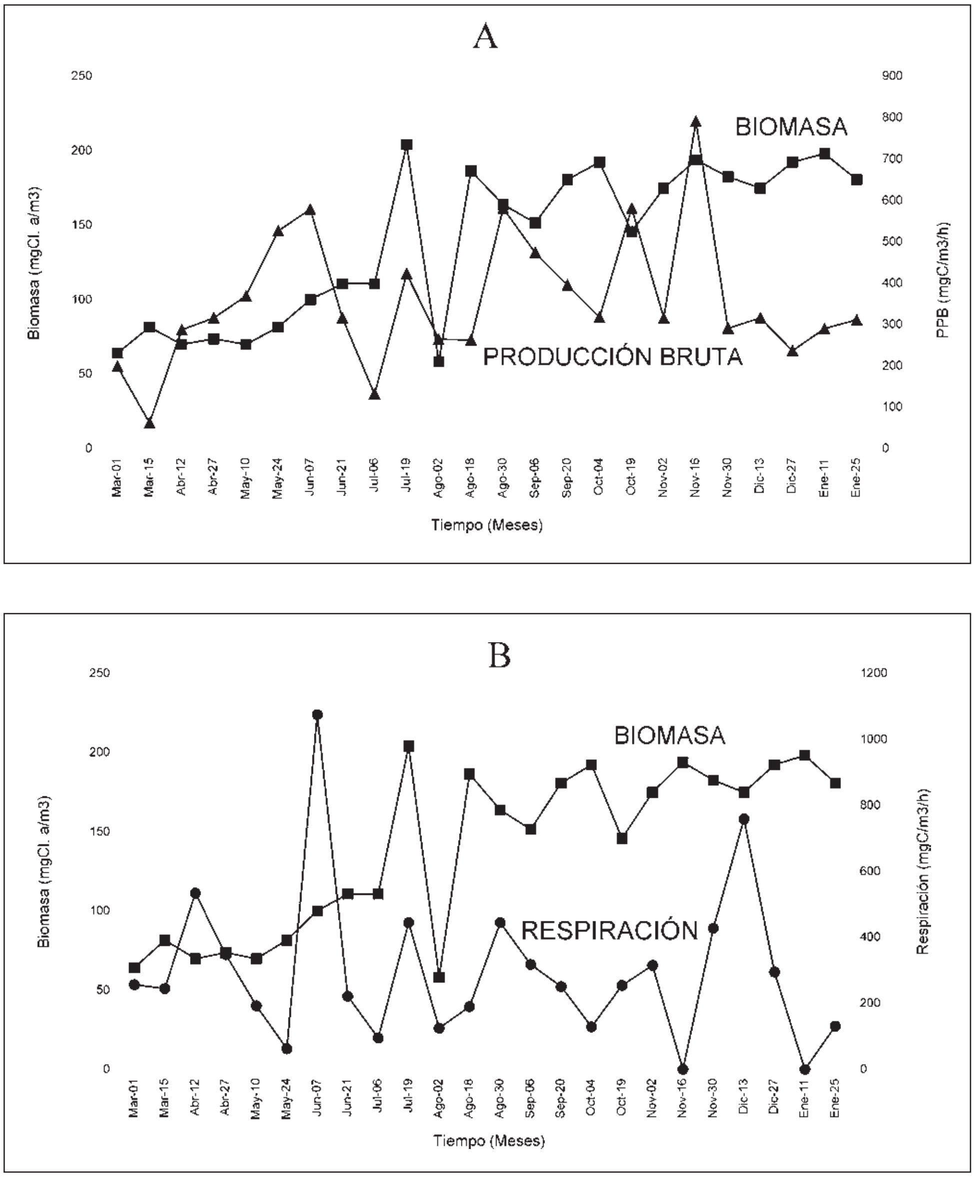

Figura 2. Laguna del Parque Norte, Medellín, Colombia. Variación temporal de la biomasa fitoplanctónica en relación con (A) la biomasa y la producción primaria bruta; y (B) la biomasa y la respiración.

fitoplanctónica fue, salvo contadas excepciones, superior a uno (Fig. 4A). Los cambios de esta variable en el ciclo anual fueron relativamente altos (CV = 54.7%). Su valor medio fue de 2.9 mgC.mgCl. a^{-1}.h^{-1}.

Transformados logarítmicamente, los cambios anuales en los valores de respiración fueron significativos (F = 3.03, p = 0.0091, n = 47) presentando incrementos altos en junio 7 y diciembre 13 (Figs. 2B, 3B). La amplitud de la variación hallada fue grande y osciló entre 0 mgC.m^{-3}.h^{-1} (noviembre 16 de 1999 y enero 11 de 2000) y 1074.8 (junio 7 de 1999), por lo que el coeficiente de variación encontrado fue correspondientemente alto (CV = 81.2%) y 1.8 veces mayor que el de la producción primaria bruta.

Durante la mayor parte del tiempo de muestreo, la producción primaria presentó valores mayores que los de respiración (R) (Fig. 3B); igual comportamiento mostró la biomasa fitoplanctónica (Fig. 2A). Como consecuencia, las razones P/R (Fig. 3C) y R/B (Fig. 4B) fueron mayores que uno, excepto en el muestreo de mayo 24, debido quizás a un error analítico. Ambas razones presentaron en el ciclo anual cambios pronunciados, siendo mayores las del cociente P/R (CV = 113.9%) comparados con los de la razón R/B (CV = 95.4%). Los respectivos valores medios fueron 1.47 y 2.57 mgC.mgCl. a^{-1}.h^{-1}.

La razón NT/PT mostró un valor medio de 48.1 y osciló entre 2.7 y 63.6 con un CV de 45.3%. Por su parte, la razón Cl. a/PT varió entre 0.06 y 3.64 con una dispersión relativa de 56.5%. La eficiencia fotosintética se asoció significativamente con la conductividad y con la razón Cl. a/PT mediante las ecuaciones siguientes:

P/B = - 0.42 + 1639.43 conductividad,
r^2 = 40.2%, p = 0.0009, F = 14.80, SE = 0.22
P/B = 0.40 + 0.04(Cl. a/PT)
r^2 = 30.9%, p = 0.0134, F = 7.62, SE = 0.26

DISCUSIÓN

Las mayores variaciones de pluviosidad son características de la zona tropical donde los cambios de temperatura son de poca envergadura. Sin embargo, al moverse de los Polos hacia el Ecuador, las diferencias estacionales más obvias (longitud del día y temperatura) cambian para otras más sutiles representadas por los patrones de lluvia y vientos. Por esta razón, las regiones ecuatoriales no pueden ser consideradas como carentes de estacionalidad o aperiódicas (Chutter 1985, Davies & Walmsley 1985).

En lagos tropicales poco profundos, con elevados valores de pH y altas concentraciones iónicas que garanticen provisiones adecuadas de Carbono, alta densidad poblacional y altas tasas de reproducción de los organismos fitoplanctónicos, los valores de producción además de ser altos son relativamente constantes a lo largo del año (Talling 1965). Tal es el caso de cuerpos de agua como el estudiado y el lago George, Uganda, (Ganf 1974). A pesar de esto, aunque en las zonas tropical y ecuatorial se presenten unas condiciones casi continuamente óptimas para alcanzar altas tasas de crecimiento, todavía se observa cierta periodicidad, aunque no tan marcada como en las latitudes templadas. En el sistema considerado dicha periodicidad no fue muy evidente, pues sus características intrínsecas, en especial su alto tiempo de residencia y su carácter polimíctico (Ramírez & Díaz 1994b), dificultan y enmascaran su detección. Por ello, las variaciones absolutas de producción encontradas en el ciclo anual no fueron significativas, a pesar de la presencia de varios picos (Figs. 2A, 3B).

Respecto a los altos valores medios de clorofila encontrados, Talling et al. (1973) afirman que los valores de clorofila a activa raramente exceden los 70 mg.m^{-3} debido a que la mayoría de la luz incidente es absorbida dentro del primer metro de agua, limitando así la capacidad fotosintética de la comunidad. Sin embargo, al tratar dicha limitación debe tenerse en cuenta el tamaño de las algas presentes ya que la sensibilidad del disco Secchi es al número de partículas que absorben y dispersan la luz. Dicha sensibilidad es mayor ante las algas pequeñas las cuales absorben y dispersan más luz.

En la laguna del Parque Norte el organismo dominante durante el periodo de muestreo fue el alga verde colonial *B. braunii* (M. Corbacho, com. pers.) cuyo tamaño es grande; por lo tanto, no puede pensarse que su efecto en la dispersión de la luz sea considerable, lo cual es corroborado por los valores medios relativamente altos de transparencia (Tabla 1). La situación presentada en este sistema concuerda con la encontrada por Edmonson (1980) en el lago Washington. En este lago se registraron valores altos de transparencia y de clorofila, cuando el fitoplancton estaba dominado por colonias grandes de *Anabaena* y *Aphanizomenon* las cuales no limitaban la penetración de luz como se esperaba. Por lo anterior, al multiplicar la profundidad media de la laguna del Parque Norte por la biomasa encontrada en cada muestreo, el valor medio obtenido fue de 222.8 mgCl a.m^{-2}, el cual se ubica por debajo del máximo teórico de 300 - 500 registrado por Ahlgren (1970) que indica limitación por luz más que por nutrientes. Concuerda además con lo expresado por Talling et al. (1973) en el sentido de que la mayoría de los lagos presentan concentraciones inferiores a 1000 mgCl. a.m^{-2}.

Según Margalef (1974, 1983) la eficiencia o productividad (razón P/B) vale 3.7 para el plancton pudiendo tender a 5 y con un máximo teórico de 25. El valor medio encontrado (2.92 mgC.mgCl. a^{-1}.h^{-1}) se situó cerca del valor citado, superando el valor de 5 sólo en uno de los 24 muestreos (Fig. 3C). Este valor indica una baja eficiencia, debida a los altos valores de biomasa, como corresponde a un sistema eutrófico. Pone de manifiesto además que valores altos de clorofila no indican necesariamente producción alta; por ello, no debe considerarse a la biomasa como equivalente a la producción.

Durante los "blooms" algales las tasas de mortalidad y la degradación de los pigmentos fotosintéticos son altos. Por lo tanto, los valores bajos de la eficiencia fotosintética son debidos posiblemente a daños en el aparato fotosintético, ya que la alta tasa fotosintética puede provocar supersaturación de oxígeno y déficit de gas carbónico. Esto puede incrementar la fotorespiración (respiración de productos fotosintetizados en presencia de luz), reduciendo consecuentemente la producción. Este efecto es más común en los lagos eutróficos (Esteves 1998) como el que es motivo de este estudio.

La producción en términos de eficiencia como la entiende Margalef representa una variable de entrada que se revierte como biomasa. Dado que la respiración en la mayoría del periodo estudiado (66%) fue menor que la producción, se concluye que en realidad se gastó poco de la biomasa producida. Ésta se acumuló en el sistema lo que se comprueba por la frecuencia del "bloom" de *B. braunii* que duró casi todo el año, reflejando el efecto del exceso de biomasa.

En los sistemas ecológicos con altos tiempos de residencia, como el investigado aquí, la estrategia adaptativa más eficiente de los organismos fotosintéticos no es la renovación rápida por multiplicación acelerada sino la de mantenerse en un estado estable y gastar la energía en incrementar el tamaño para competir mejor. En este estado las transferencias energéticas tienden a progresar en un solo sentido y a velocidades características fijas, presentando una baja entropía interior, indicada por la dominancia de *B. braunii*. Esta condición se logra a través de respiraciones altas que eliminan "por bombeo" el desorden (Odum 1971); también se logra por las perturbaciones intensas y frecuentes representadas por la mezcla que mantienen una comunidad de baja diversidad adaptada a las mismas.

Los valores mayores que la unidad de la razón P/R indican que existe un desbalance en la comunidad fitoplanctónica entre fotosíntesis y respiración corroborado por los valores de la razón R/B o "proporción de Schrödinger". Esta proporción se interpreta como una medida de la renovación ecológica del sistema (Fig. 4B). A partir de estas razones se observa 1) que, a pesar de la alta respiración, parte de la biomasa no se gasta, lo que implica que existe producción neta disponible para los demás componentes de la cadena trófica y para ser reciclada dentro del ecosistema, y 2) que la tasa de renovación de la comunidad por sí misma es baja. Por ello, el sistema lacustre estudiado es considerado una trampa de nutrientes (Ramírez 1987), acentuada por el alto tiempo de residencia del mismo. Igualmente puede decirse que se trata de un sistema con metabolismo de tipo autotrófico en el cual la energía disponible para los demás grupos tróficos es producida dentro del sistema. La contribución alóctona es baja, máxime cuando éste es un sistema considerado endorreico. En este sistema, la producción sobrante se convierte en biomasa y se acumula dentro del mismo. Como los organismos consumidores (*Arctodiaptomus dorsalis* y *Brachionus plicatilis*) no son filtradores de algas grandes, el excedente de biomasa se expresa como "bloom" de *Botryococcus*.

En esta investigación es importante definir claramente la condición de sistema raso del cuerpo de agua bajo estudio, por varias razones: 1) existe una mayor disponibilidad de nutrientes debida a la 'recuperación' de los mismos desde aguas más profundas por la profundidad de la zona de mezcla (Lewis 1983); 2) la eficiencia en la conversión de PT en biomasa fitoplanctónica que tiende a ser mayor en los lagos rasos (expresada en la relación Cl. a/PT); 3) estos lagos presentan mayores tasas respiratorias, mayor regularidad en los ritmos de oscuridad-luz, mayores pérdidas por respiración y, consecuentemente, productividades netas bajas o negativas (Nixdorf & Deneke 1997). Además en los lagos muy rasos de aguas eutroficadas, como en este caso, existe una respiración no algal ocasionada por la cadena trófica microbiana, representada principalmente por bacterias pequeñas (< 1 μm). Estas tienen altas tasas de renovación y respiración que inciden también en la liberación rápida de nutrientes y permiten el desarrollo de una alta biomasa algal (Nixdorf & Deneke 1997).

El elevado valor de la biomasa fitoplanctónica indica una pronunciada actividad fotosintética demostrada por las bajas concentraciones de CO_2 libre y los valores altos, alcalinos y poco variables de pH hallados en la laguna. Sin embargo, la alta tasa fotosintética puede elevar la fotorrespiración y disminuir la producción, ya que provoca déficit de CO_2 libre.

El valor de PPB encontrado fue relativamente alto comparado con el hallado en otros sistemas lénticos colombianos (Tabla 2). En contraste, el valor de la producción primaria fotosintética del lago George, un lago también raso y altamente productivo con 1200 $mgC.m^{-3}.h^{-1}$ (Ganf 1975) es 3.3 veces superior. La del lago Victoria, un lago mucho más profundo, muestra un valor de 100 $mgC.m^{-3}.h^{-1}$ (Talling 1965), es decir 3.6 veces menor que el de la laguna del Parque Norte. Por ello, debe quedar claro que una comparación más coherente se lograría si los datos tuviesen en cuenta la extensión de la zona fótica, es decir si se expresasen en $mgC.m^{-2}.h^{-1}$ o en función de la razón producción: biomasa.

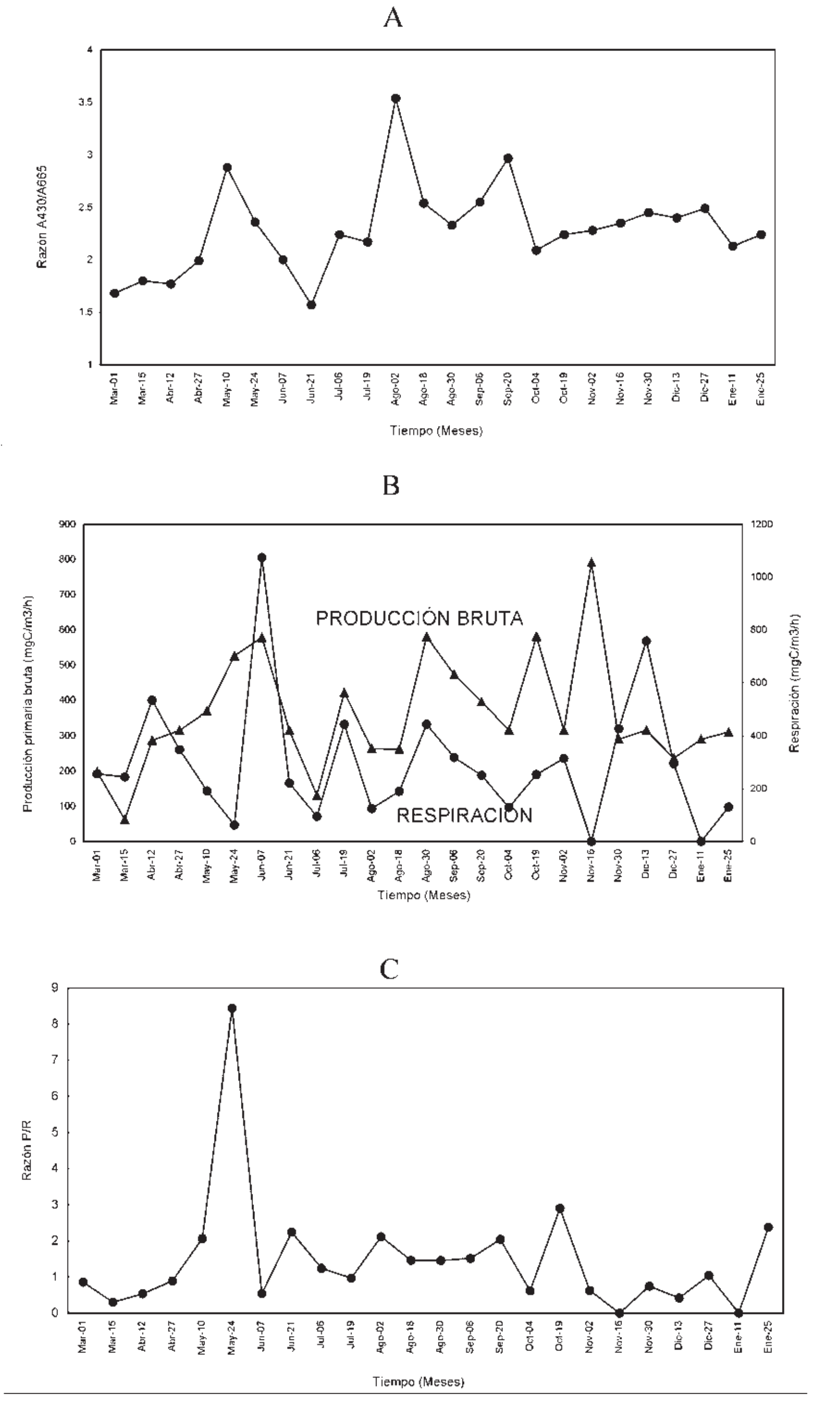

Figura 3. Laguna del Parque Norte, Medellín, Colombia. Tendencias temporales de (A) la razón de pigmentos, (B) la producción bruta y la respiración; y (C) la razón P/R.

Tabla 2. Valores de producción primaria bruta en ecosistemas acuáticos colombianos.

Sistema	**PPB (mgC.m^{-3}.h^{-1})**	**Fuente**
Laguna del Parque Norte	419.8	J. Ramírez (datos no publ.)
Laguna Los Tunjos	10	Gaviria (1991)
Embalse de Chisacá	90	Gaviria (1991)
Embalse La Regadera	112	Gaviria (1991)
Laguna Francisco José de Caldas	119.3	Arboleda (2000)
Laguna del Parque Norte	359.8	Esta investigación
Valor medio (m)	185.15	
Coeficiente de variación (CV%)	88.7	
Desviación del valor medio (D)*	0.94 unidades	

* D = (xi – m)/m (adaptada de Hakanson, 1994). Hace referencia a la desviación del valor obtenido en este estudio, en relación a la media arimética muestral.

En la clasificación propuesta por Esteves (1998), el sistema acuático estudiado se ajusta al tipo I. Estos son lagos rasos sin estratificación térmica o con estratificaciones de corta duración y en los que la producción fitoplanctónica presenta poca variación a lo largo del año, con valores moderados o altos. Los principales factores externos controladores de la misma son la precipitación y el viento, los cuales a su vez ejercen influencia sobre los factores controladores internos, que son principalmente nutrientes y radiación subacuática. El valor medio de la razón Cl. a/PT fue de 1.78 y el de la razón NT/PT fue de 48.1, correspondientes a limitación por fósforo. Esto significa que este elemento es el reductor del desarrollo algal ya que a pesar de su alta concentración, gran parte parece no estar disponible para las algas. Es necesario anotar que no importa la concentración externa de un nutriente, sino el flujo del mismo hacia el organismo.

La razón A_{430}/A_{665} varía entre 2.4 - 3.6 en lagos oligotróficos, y entre 1.4 y 2.4 en lagos eutróficos (Margalef 1974, 1983). Los valores hallados en esta investigación se ajustan a los de este último rango. Esta razón aumenta a medida que avanza la sucesión. Debido a esto y a que durante el tiempo de muestreo los valores encontrados fueron poco variables (Figs. 4A, CV = 1.9%) podría decirse que la comunidad permaneció en el mismo estado sucesional. Dicho estado puede considerarse estable y casi permanente debido a la ya mencionada dominancia de *B. braunii*. Para Sommer et al. (1993) una comunidad fitoplanctónica se halla en estado estable cuando 1) una, dos o tres especies alcanzan el 80% o más de la densidad relativa; 2) su predominio se prolonga por una o dos semanas; y 3) no hay cambios apreciables de biomasa en ese periodo. Todas estas condiciones las reune la comunidad fitoplanctónica presente en el cuerpo de agua estudiado.

Los valores de la razón mencionada fueron relativamente altos debido al incremento de los carotenoides provenientes de la degradación de *B. braunii*, que al igual que otras especies formadoras de 'blooms', acuden a este medio para proteger la clorofila de la fotooxidación. Sin embargo, a pesar de que *B. braunii* es un organismo que almacena altas cantidades de carotenoides para protegerse de la fotooxidación durante los 'blooms', esta protección no es totalmente

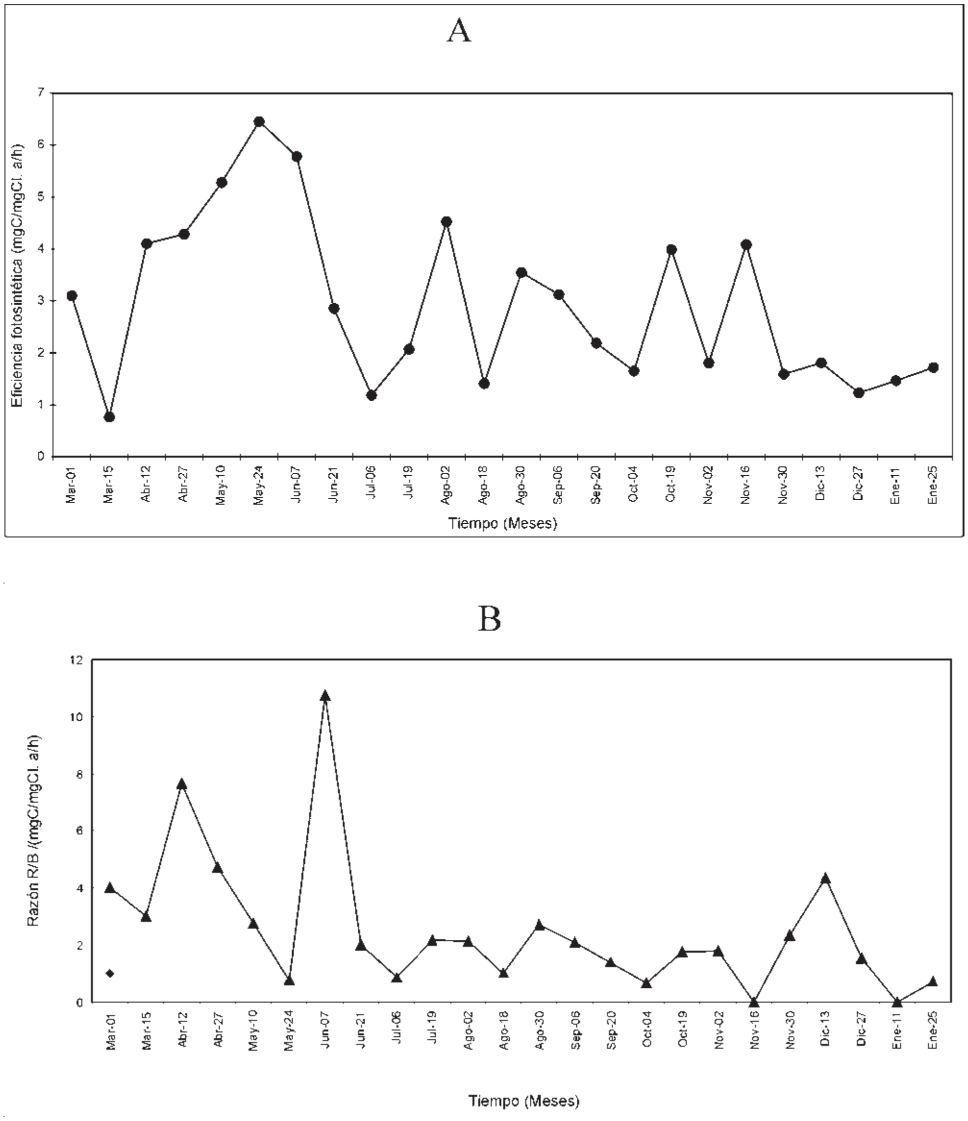

Figura 4. Laguna del Parque Norte, Medellín, Colombia. Cambios en el tiempo para (A) la eficiencia fotosintética; y (B) la razón respiración/biomasa.

eficiente y gran parte de las moléculas de clorofila pueden degradarse. Otro factor que pudo potenciar este resultado son las altas densidades encontradas en el zooplancton, ya que los valores de la razón A_{430}/A_{665} aumentan al degradarse la clorofila en su paso a través del tubo digestivo de estos organismos (Margalef 1974, 1983).

A pesar de la influencia significativa de la conductividad y la razón Cl. a/PT en la productividad, los valores encontrados para los coeficientes de determinación explican un porcentaje relativamente bajo de la variación de aquella. Sin embargo, se sabe que los lagos rasos y con conductividades altas, poseen eficiencias también altas en la conversión de PT en biomasa fitoplanctónica.

CONCLUSIONES

La condición polimíctica de la laguna del Parque Norte facilita una producción relativamente alta y poco variable a través del tiempo, afectada por los 'blooms' de *B. braunii* que actúan como un controlador de la dinámica fisiológica de la comunidad total, la cual también fue poco variable.

La biomasa fitoplanctónica varió poco durante el tiempo de muestreo; la eficiencia fotosintética de la comunidad en la conversión de luz en biomasa mostró una variación medianamente alta; y los cocientes P/R y R/B presentaron alta variación en el ciclo anual.

Se trata de un sistema lacustre de carácter autotrófico, limitado por el fósforo y en el cual sobra biomasa que se recicla dentro del mismo sistema; por ello, se corrobora su condición de trampa de nutrientes. Es además un sistema con un nivel de entropía bajo que elimina desorden a través de la mezcla intensa y la alta respiración total del mismo.

Con porcentajes relativamente bajos del coeficiente de determinación, la conductividad y la razón Cl. a/PT se asociaron al comportamiento de la productividad.

LITERATURA CITADA

AHLGREN, G. 1978. Response of phytoplankton and primary production to reduced nutrient loading in lake Norvikken. Verhandlungen Internationale Vereinigung für Limnologie 20: 840-845.

CHUTTER, F. M. 1985. Seasonality/aseasonality: chairman's summary. Hydrobiologia 125: 191-194.

DAVIES, B. R. & R. D. WALMSLEY. 1985. Perspectives in southern hemisphere limnology: introduction. Hydrobiologia 125: 1-5.

EDMONSON, W. T.1980. Secchi disk and chlorophyll. Limnol. Oceanogr. 25: 378-379.

ESTEVES, F. 1998. *Fundamentos de Limnologia*. 2ª ed. Editora Interciência Ltda, Rio de Janeiro.

GAARDER, T. & H. H. GRAN. 1927. Investigations of the production of plankton in the Oslo Fjord. Rapports et Procès- Verbaux des Réunions. Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer 42: 1-48.

GANF, G. G. 1974. Phytoplankton biomass and distribution in a shallow eutrophic lake (Lake George, Uganda). Oecologia (Berl.). 16: 9-29.

GANF, G. G. 1975. Photosynthetic production and irradiance-photosynthesis relationships of the phytoplankton from a shallow equatorial lake (Lake George, Uganda). Oecologia (Berl.) 18: 165-183.

GAVIRIA, S. 1991. Monitoreo de embalses del sistema de acueducto de Bogotá. Revista Acodal (Medellín). 147: 29-47.

KALFF, J. 1983. Phosphorus limitation in some tropical african lakes. Hydrobiologia 100: 101-112.

LEWIS, Jr. W. 1983. Tropical Limnology. Annual Review of Ecology and Systematic 18: 159-184.

MACKERETH, J. J.., H. J. HERON & J. F. TALLING. 1978. *Water analysis. Some revised methods for limnologists*. Freshwater Biological Association, Scientific Publication # 36. Titus Wilson & Son Ltd., Inglaterra.

MARGALEF, R. 1974. *Ecología*. Ed. Omega SA, Barcelona.

MARGALEF, R. 1983. *Limnología*. Ed. Omega SA, Barcelona.

NAUNDORF, G. 1990. Caracterización de la comunidad fitoplanctónica y determinación de la productividad primaria del embalse “La Salvajina” y su área de influencia. Revista Asociación Colombiana de Ciencias Biológicas 4: 154-163.

NIXDORF, B. & R. DENEKE. 1997. Why ‘very shallow’ lakes are more successful oppossing reduced nutrient loads. Hydrobiologia 342/343: 269-284.

ODUM, E. 1971. *Ecología*. Interamericana, México.

RAMÍREZ, J. J. 1987. Contribución al conocimiento de las condiciones limnológicas de la laguna del Parque Norte. Actualidades Biológicas 16: 12-30.

RAMÍREZ. J. J. 1994. Dinámica poblacional de dos especies de *Anabaenopsis* (Wolosz) V. Mill. 1923 en una laguna eutrófica tropical. Revue d’Hydrobiologie tropicale 27: 337-346.

RAMÍREZ, J. J. 2000. Variación diurna y estacional del contenido calórico, la estabilidad y el trabajo del viento en una laguna tropical. Acta Limnologica Brasiliensia 12: 39-54.

RAMÍREZ, J. J. & A. DÍAZ. 1994a. Caracterización limnológica y estructura de la comunidad fitoplanctónica en la laguna del Parque Norte, Colombia. Hoehnea 21: 9-29.

RAMÍREZ, J. J. & A. DÍAZ. 1994b. Cambios diurnos de temperatura y variables físicas y químicas en dos épocas del año en la laguna del Parque Norte, Colombia. Acta Limnologica Brasiliensia 7: 23-34.

REYNOLDS, C. S. 1992. Eutrophication and the management of planktonic algae: what Vollenweider couldn’t tell us. Pág. 271en: Nixdorf, B & R. Deneke. 1997. Why ‘very shallow’ lakes are more successful oppossing reduced nutrient loads. Hydrobiologia 342/343: 269-284.

SARTORY, D. P. & J. U. GROBBELAAR. 1984. Extraction of Chlorophyll a from freshwater phytoplankton for spectrophotometric analysis. Hydrobiologia 114: 177-187.

SOMMER, U., J. PADISÁK, C. S. REYNOLDS & P. JUHÁSZ-NAGY. 1993. Hutchinson’s heritage: the diversity-disturbance relationship in phytoplankton. Hydrobiologia 249: 1-7.

TALLING, J. F. 1965. The photosynthetic activity of phytoplankton in East African lakes. Int. Revue der Gessantem. Hydrobiologie 50: 1-32.

TALLING, J. F, R. B. WOOD, M. V. PROSSER & R. M BAXTER. 1973. The upper limit of photosynthetic productivity by phytoplankton: evidence from Ethiopian soda lakes. Freshwater Biology 3: 53-76.

Recibido: 10/09/2001
Aceptado: 05/08/2002